**1.Функциональная система.**

На сегодняшний день наиболее совершенная модель структуры поведения изложена в концепции функциональной системы П.К.Анохина. Изучая физиологическую структуру поведенческого акта, П.К.Анохин пришел к выводу о необходимости различать частные механизмы интеграции от самой интеграции, когда эти частные механизмы вступают между собой в сложное координированное взаимодействие. Рассматривая акт плавания личинки аксолотля (личинки хвостатого земноводного), он показал, что плавательные волнообразные движения тела возникают за счет интеграции более частных механизмов управления движениями. Волна возбуждения, вызывающая последовательное сокращение мышечных сегментов, многократно пробегает от начала туловища к хвосту вдоль обеих сторон тела. При этом возбуждению мышечного сегмента на одной стороне тела соответствует торможение одноименного сегмента на противоположной стороне. Это легко можно увидеть с помощью вкалывания регистрирующих электродов в мышцы.

Электромиограмма при движении аксотля от двух противоположных пунктов туловища в области прикрепления левой (1) и правой (2) конечностей. Видны реципрокные отношения регистрируемых мышц (по П.К.Анохину).

Такая сложная последовательность мышечных сокращений достигается, с одной стороны, за счет ритмичности в подаче нервных импульсов, а с другой стороны, за счет их скоординированности, обеспечивающей шахматный порядок поступления залпов импульсов на мышцы противоположных сторон тела и, следовательно, реципрокный характер их сокращения. Последовательные перерезки среднего мозга в направлении к спинному показали, что за эти два механизма, необходимые для осуществления плавательных движений, ответственны разные структуры мозга. Так, координация движений обеих сторон тела (т.е.интеграция сомого поведенческого акта) разрушается в результате перерезки более высокого уровня спинного мозга, тогда как сама ритмичность движений (частный механизм интеграции) нарушается при поражениях спинного мозга на более низком уровне.

Таким образом, частные механизмы объединяются, интегрируются в систему более высокого порядка, в целостную архитектуру приспособительного, поведенческого акта. Этот принцип интегрирования частных механизмов был им назван принципом «функциональной системы».

*«Функциональная система* – единица интегративной деятельности целого организма. Она осуществляет избирательное вовлечение и объединение структур и процессов на выполнение какого либо четко очерченного акта поведения или функции организма ». Другими словами, это – динамическая организация, в которой взаимодействие всех составляющих ее частей направлено на получение определенного и полезного для организма в целом приспособительного результата.

Функциональная система имеет разветвленный морфофизиологический аппарат, обеспечивающий за счет присущих ей закономерностей как эффект гомеостаза, так и саморегуляции. Выделяют два типа функциональных систем. *Функциональные системы первого типа* обеспечивают постоянство определенных констант внутренней среды за счет системы саморегуляции, звенья которой не выходят за пределы самого организма. Примером может служить функциональная система поддерживания постоянства кровяного давления, температуры тела и т.п. Такая система с помощью разнообразных механизмов автоматически компенсирует возникающие сдвиги во внутренней среде*. Функциональные системы второго типа* используют внешнее звено саморегуляции. Они обеспечивают приспособительный эффект благодаря выходу за пределы организма через связь с внешним миром, через изменения поведения. Именно функциональные системы второго типа лежат в основе различных поведенческих актов, различных типов поведения.

**2.Стадии поведенческого акта.**

Согласно П.К.Анохину, физиологическая архитектура поведенческого акта строится из последовательно сменяющих друг друга следующих стадий: афферентного синтеза, принятия решения, акцептора результатов действия, эфферентного синтеза (или программы действия), формирования самого действия и оценки достигнутого результата.

*Схема центральной структуры целенаправленного поведенческого акта (по П.К.Анохину). ОА и ПА – обстановочная и пусковая афферентация.*

Поведенческий акт любой степени сложности начинается со *стадии афферентного синтеза*. Дело в том, что возбуждение в центральной нервной системе, вызвано внешним стимулом, действует не изолированно. Оно непременно вступает в тонкое взаимодействие с другими афферентными возбуждениями, имеющими другой функциональный смысл. Головной мозг производит обширный синтез всех тех сигналов внешнего мира, которые поступают в мозг по многочисленным сенсорным каналам. И только в результате синтеза этих афферентных возбуждений создаются условия для осуществления определенного целенаправленного поведения. Какое будет осуществляться поведение, зависит от того, какие процессы разовьются во время стадии афферентного синтеза. Содержание же афферентного синтеза в свою очередь определяется влиянием нескольких факторов: мотивационного возбуждения, памяти, обстановочной афферентации, пусковой афферентации.

*Мотивационное возбуждение* появляется в центральной нервной системе с возникновением у животных и человека какой – либо потребности. Специфика мотивационного возбуждения определяется особенностями, типом вызывающей его потребности. Оно – необходимый компонент любого поведения, которое всегда направлено на удовлетворение доминирующей потребности: витальной, социальной, идеальной. Важность мотивационного возбуждения для афферентного синтеза видна уже из того, что условный сигнал теряет способность вызвать ранее выработанное пищедобывательное поведение (например, побежку собаки к определенной кормежки для получения пищи), если животное уже хорошо накормлено и, следовательно, у него отсутствует мотивационное пищевое возбуждение.

Мотивационное возбуждение играет особую роль в форматировании афферентнего синтеза. Любая информация, поступающая в центральную нервную систему, соотносится с доминирующим в данный момент мотивационным возбуждением, которое является как бы фильтром, отбирающим нужное и отбрасывающим не нужное для данной мотивационной установки.

Нейрофизиологической основой мотивационного возбуждения является избирательная активация различных нервных структур, создаваемая прежде всего лимбической и ретикулярной системами мозга. На уровне коры мотивационное возбуждение представлено своеобразной и всегда избирательной системой возбуждения.

Хотя мотивационное возбуждение является очень важным компонентом афферентного синтеза, это не единственный его компонент. Внешние стимулы с их разным функциональным смыслом по отношению к данному, конкретному организму также вносят свой вклад в афферентный синтез. Выделяют два класса внешних воздействий с функциями *пусковой афферентации и обстановочной афферентации.*

Условные и безусловные раздражители, ключевые стимулы ( например, вид ястреба – хищника для птиц, вызывающего поведения бегства) служат толчком к развертыванию определенного поведения или отдельного поведенческого акта. Этим стимулам присуща пусковая функция. Картина возбуждений, создаваемая этими биологически значимыми стимулами в сенсорных системах, и есть пусковая афферентация. Однако способность пусковых стимулов инициировать поведение не является абсолютной. Она зависит от той обстановки, условий, в которых действуют, применяются эти стимулы.

Зависимость получения условнорефлекторного эффекта от обстановки опыта была отмечена уже И.П.Павловым. Обычно подготовка собаки к опытам с условными рефлексами включала выполнение ряда последовательных операций: подготовку и распределение корма по кормушкам, наклейку баллона для регистрации слюноотделения, закрывание двери экспериментальной камеры. И только после этого экспериментатор предъявлял условный (пусковой) раздражитель. Было обнаружено, что если неожиданно внести изменения в подготовку эксперимента, например, пропустить подсыпку сухарного порошка в кормушку, то условный сигнал теряет способность вызывать условнорефлекторное слюноотделение, хотя рефлекс ранее был уже выработан.

Таким образом, возбуждение от условного раздражения действует не изолированно. Оно вступает в синтез с обстановочной афферентацией – возбуждением, поступающим от привычной обстановки, в которой обычно вызывается данный условный рефлекс. Однако обстановочная афферентация хотя и влияет на появление и интенсивность условнорефлекторной реакции, но сама не способна вызвать эти реакции.

Влияние обстановочной афферентации на условнорефлекторную реакцию наиболее отчетливо выступило при изучении И.П.Павловым явление *динамического стереотипа*. В этих опытах животное тренировалось выполнять в определенном порядке серию различных условных рефлексов. После длительной тренировки оказалось, что любой случайный условный раздражитель может воспроизвести все специфические эффекты, характерные для каждого раздражителя в системе двигательного стереотипа. Для этого нужно лишь, чтобы случайный условный раздражитель следовал в заученной временной последовательности. Таким образом, решающее значение при вызове условнорефлекторных реакций в системе динамического стереотипа приобретает их место в ряду последовательных движений. Следовательно, обстановочная афферентация включает не только возбуждение стационарной обстановки, но и ту последовательность афферентных возбуждений, которое ассоциируется с обстановкой. Таким образом, обстановочная афферентация создает скрытое возбуждение, которое может быть выявлено как только подействует пусковой раздражитель. Физиологический смысл пусковой афферентации состоит в том, что, выявляя скрытое возбуждение создаваемое обстановочной афферентацией, она приурочивает его к определенным моментам во времени, наиболее целесообразным с точки зрения самого провидения.

Решающее влияние остановочной афферентации на условнорефлекторный эффект особенно красиво проявилась в опытах И.И.Лаптева – сотрудника П.К.Анохина. в его экспериментах звонок, примененный утром, подкреплялся едой, а тот же звонок вечером сопровождался ударом электрического тока по лапе. В результате на один и тот же стимул экспериментатору удалось выработать два разных условных рефлекса: условную слюноотделительную реакцию утром и условную оборонительную реакцию (одергивание лапы) вечером. Т.е. животное осуществляло синтез пускового возбуждения от звонка с афферентацией от обстановки опыта и временем его проведения и научилось дифференцировать эти два комплекса возбуждений, различающихся только временным компонентом, отвечая на них разными условными рефлексами.

Афферентный синтез включает также использование аппарата памяти. Очевидно, что функциональная роль пусковых и обстановочных раздражений в известной мере обусловлена прошлым опытом животного. Это и видовая память, и индивидуальная, приобретенная в результате обучения. На стадии афферентного синтеза из памяти извлекаются и используются именно те фрагменты прошлого опыта, которые полезны, нужны для будущего поведения.

Таким образом, на основе взаимодействия мотивационного, обстановочного возбуждения и механизмов памяти формируется так называемая интеграция или готовность к определенному поведению. Но, чтобы она так трансформировалась в целенаправленное поведение, необходимо воздействие со стороны пусковых раздражителей. Пусковая афферентация – последний компонент афферентного синтеза.

Процессы афферентного синтеза, охватывающие мотивационное возбуждение, пусковую и обстановочную афферентацию, аппарат памяти, реализуются с помощью специального модуляционного механизма, обеспечивающего необходимый для этого тонус коры больших полушарий и других структур мозга. Этот механизм регулирует и распределяет активирующие и инактивирующие влияния, исходящие из лимбической и ретикулярной систем мозга. Поведенческим выражением роста уровня активации в центральной нервной системе, создаваемым этим механизмом, является появление ориентировочно – исследовательских реакций и поисковой активности животного.

Завершение стадии афферентного синтеза сопровождается переходом в *стадию принятия решения,* которая и определяет тип и направленность поведения. Стадия принятия решения реализуется через специальную и очень важную стадию поведенческого акта – формирования аппарата *акцептора результата действия*. Это аппарат, программирующий результаты будущих событий. В нем актуализирована врожденная и индивидуальная память животного и человека в отношении свойств внешних объектов, способных удовлетворить возникшую потребность, а так же способов действия, направленных на достижение или избегание целевого объекта. Нередко в этом аппарате запрограммирован весь путь поиска во внешней среде соответствующих раздражителей.

Предполагается, что акцептор результата действия представлен сетью вставочных нейронов охваченных кольцевым взаимодействием. Возбуждение, попав в эту сеть, длительное время продолжает в ней циркулировать. Благодаря этому механизму и достигается продолжительное удержание цели как основного регулятора поведения.

До того как целенаправленное поведение начнет осуществляться, развивается еще одна стадия поведенческого акта – *стадия программы* *действия или эфферентного синтеза*. На этой стадии осуществляется интеграция соматических и вегетативных возбуждений в целостный поведенческий акт. Эта стадия характеризуется тем, что действие уже сформировано как центральный процесс, но внешне оно еще не реализуется.

Следующая стадия – это само *выполнение программы поведения*. Эфферентное возбуждение достигает исполнительных механизмов, и действие осуществляется.

Благодаря аппарату акцептора результатов действия, в котором программируется цель и способы поведения, организм имеет возможность сравнивать их с поступающей афферентной информацией о результатах и параметрах совершаемого действия, т.е. с *обратной афферентацией*. Именно результаты сравнения определяют последующее построение поведения, либо оно корректируется, либо оно прекращается, как в случае достижения конечного результата. Следовательно, если сигнализация о совершенном действии полностью соответствует заготовленной информации, содержащейся в акцепторе действия, то поисковое поведение завершается. Соответствующая потребность удовлетворяется и животное успокаивается. В случае, когда результаты действия не совпадают с акцепторами действия и возникает их рассогласование, появляется ориентировочно - исследовательская деятельность. В результате этого заново перестраивается весь афферентный синтез, принимается новое решение, создается новый акцептор результатов действия строится новая программа действий. Это происходит до тех пор, пока результаты поведения не станут соответствовать свойствам нового акцептора действия. И тогда поведенческий акт завершается последней *санкционирующей стадией* – удовлетворением потребностей.

Таким образом, в концепции функциональной системы наиболее важным ключевым этапом, определяющим развитие поведения, является выделение цели поведения. Она представлена аппаратом акцептора результатов действия, который содержит два типа образов, регулирующих поведение – *сами цели и способы их достижения*. Выделение цели связывается с операцией принятия решений как заключительного этапа афферентного синтеза. Возникает вопрос в чем суть механизма, который приводит к принятию решения, в результате которого и формируется цель. Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо рассмотреть роль эмоций в развитие целенаправленного поведения.

Исследователи выделяют две группы эмоциональных явлений. Первая группа – *это ведущие эмоции*. Их возникновение связано с появлением или усилением потребностей. Так, возникновение той или другой биологической потребности прежде всего отражается в появлении отрицательных эмоциональных переживаниях, выражающих биологическую значимость тех изменений, которые развиваются во внутренней среде организма. Качество и специфика ведущего эмоционального переживания тесно увязаны с типом и особенностями породившими потребности. Вторая группа эмоциональных переживаний – *ситуативные эмоции*. Ситуативные эмоции возникают в процессе действий совершаемых в отношении целей, и являются следствием сравнения реальных результатов с ожидаемыми. В структуре поведенческого акта, по П.К.Анохину, эти переживания возникают в результате сопоставления обратной афферентации с акцептором действия. В случаях рассогласования возникают эмоциональные переживания с отрицательным знаком. При совпадении параметров результатов действия с ожидаемыми эмоциональные переживания носят положительный характер.

Наиболее прямое отношение к формированию цели поведения имеют ведущие эмоции. Это касается как отрицательных, так и положительных эмоциональных переживаний. Ведущие эмоции с отрицательным знаком сигнализируют субъекту о биологической значимости тех отклонений, которые совершаются в его внутренней среде. Они и определяют зону поиска целевых объектов, так как эмоциональные переживания, порожденные потребностью, направлены на те предметы, которые способны ее удовлетворить. Например, в ситуации длительного голодания переживания голода проецируется на пищу. В результате этого меняется отношение животного к пищевым объектам. Оно эмоционально, с жадностью набрасывается на еду, тогда как сытое животное может проявить полное равнодушие к пище.

Целенаправленное поведение – поиск целевого объекта, удовлетворяющего потребность, - побуждается не только отрицательными эмоциональными переживаниями. Побудительной силой обладают и представления о тех положительных эмоциях, которые в результате индивидуального прошлого опыта связаны в памяти животного и человека с получением будущего положительного подкрепления или награды, удовлетворяющего данную конкретную потребность. Положительные эмоции фиксируются в памяти и впоследствии возникают всякий раз как своеобразные представления о будущем результате при возникновении соответствующей потребности.

Таким образом, в структуре поведенческого акта формирования акцептора результатов действия опосредованно содержанием эмоциональных переживаний. Ведущие эмоции выделяют цель поведения и тем самым инициируют поведение, определяется его вектор. Ситуативные эмоции, возникающие в результате оценок отдельных этапов или поведения в целом, побуждают субъект действовать либо в прежнем направлении, либо менять поведение, его тактику, способы достижения цели.

Согласно теории функциональной системы, хотя поведение и строится на рефлекторном принципе, но оно не может быть определено как последовательность или цепь рефлексов. Поведение отличается от совокупности рефлексов наличием особой структуры, включающей в качестве обязательного элемента программирования, которое выполняет функцию опережающего отражения действительности. Постоянное сравнение результатов поведения с этими программирующими механизмами, обновление содержания самого программирования и обуславливают целенаправленность поведения.

Таким образом, в рассмотренной структуре поведенческого акта отчетливо представлены главные характеристики поведения: его *целенаправленность и активная роль субъекта в процессе построения поведения.*

**3. Поведение в вероятностной среде.**

Понимание того, что животное и человек, как правило, действуют в постоянно и случайно меняющейся среде, побудило исследователей к изучению способности нервной системы отражать вероятные характеристики действительности.

Способность живого организма прогнозировать вероятность предстоящих событий показана во многих экспериментах на крысах, кошках, обезьянах и человеке. При этом исследователи подчеркивают особую роль передних отделов новой коры. Так, после повреждения лобных долей у обезьян нарушение отражения вероятных характеристик среды сохраняется в течение трех с лишним лет, тогда как аналогичный дефект, возникающий после двухстороннего удаления теменной коры, исчезает через один – полтора месяца.

Вместе с тем способность к отражению вероятной структуры среды показана и для других структур мозга. В опытах Д.Г.Шевченко в лаборатории В.Б.Швыркова это свойство было установлено у нейронов зрительной коры. Кролика обучали в ответ на вспышки света слева и справа нажимать на педаль и получать пищу соответственно из левой и правой кормушки. Вспышки света с разных сторон подавались с разной вероятностью: 50% и 100%. Нейроны зрительной коры научились различать вероятность проявления вспышек, что выразилось в формировании у них различных реакций. Эти дифференцированные реакции нейронов появлялись перед нажимом на педаль. И не выявлялись на других этапах поведения.

Нервная система обладает способностью оценивать не только вероятность появления тех или других стимулов, но и вероятность удовлетворения потребности, т. е. вероятность с которой следует подкрепление. П.В.Симонов различает два самостоятельных механизма, измеряющих вероятность подкрепления, связывая их с функциями различных структур мозга. По его мнению, реагирование на условные сигналы, подкрепляемые с низкой вероятностью, обеспечивается гиппокампом, тогда как прогнозирование высоковероятностного подкрепления связано с функциями фронтальной коры.

Это заключение строиться на результатах опытов, в которых показано, что после разрушения передних отделов новой коры избирательно замедляется процесс формирования условных пищевых и двигательных реакций только при высокой вероятности подкрепления. Выработка условных рефлексов при низкой вероятности подкрепления не страдает, в результате чего значение редко и часто подкрепляемых условных стимулов выравнивается. Повреждение теменной коры у кошки не нарушает высоковероятностное прогнозирование.

Исследователи высказывают предположение, что повышенная отвлекаемость на малозначимые события, которая наблюдается у больных с опухолью в лобных долях мозга, может быть связана с нарушением *механизмов вероятностного прогнозирования*.

В отличие от фронтальной коры гиппокамп необходим для реагирования на сигналы с низкой вероятностью подкрепления. По данным М.Я.Пигаревой, двустороннее удаление гиппокампа у крыс делает невозможным их обучение при подкреплении с вероятностью 0,4 и 0,33. Нейроны гиппокампа фиксируют все изменения, все нестандартные отклонения в окружающей среде, вызывающие ориентировочные реакции. Чем ниже вероятность события, тем сильнее реакция нейронов гиппокампа.

Существуют индивидуальные различия в способности людей прогнозировать вероятность событий. Одни лица имеют тенденцию к субъективному завышению частоты более частого события, другие занижают её, а третьи адекватно оценивают вероятность как частых, так и редких явлений. По некоторым данным, способность отражать вероятностную структуру среды связана преимущественно с функцией правого полушария.

Таким образом, многочисленные данные показывают, *что отражение вероятностной структуры среды является одним из важных механизмов* *работы мозга*. Функции этого механизма распределены между различными структурами мозга. Вероятностные характеристики действительности на ряду с другими ее параметрами выделяются нервной системой и фиксируются в памяти животного и человека.

Это обстоятельство дает основание исследователям полагать, что механизм предвидения в структуре поведенческого акта должен строиться с учетом как образа «вероятностной структуры среды», так и «вероятности достижения цели».

Следует отметить, что сам П.К.Анохин возражал против термина «вероятностное прогнозирование» на том основании, что вероятность прогноза, который представлен в акцепторе результатов действия, всегда максимальна и равна единице. В каждый данный момент времени цель, которая уже сформирована в акцепторе действия, всегда одна. Вместе с тем его модель поведения не отрицает способности нервной системы к отражению вероятностных свойств действительности. Согласно вышерассмотренной модели поведенческого акта эта информация вместе с другой на стадии аффентного синтеза извлекается из памяти и используется для формирования акцептора действия. Т.е. отражение вероятностной структуры среды связано с ранними стадиями развертывания поведенческого акта, предшествующими стадии акцептора результатов действия.

По мнению А.С.Батуева, знания вероятностных характеристик среды, которому он предает очень важное значение в построении поведения, определяет степень актуальности той или другой двигательной программы, извлекаемой из памяти. Отдельные поведенческие программы выстраиваются в последовательность в соответствии с вероятностными характеристиками действительности.

Важная функция в структуре поведенческого акта принадлежит ориентировочно – исследовательской деятельности, которая всякий раз возобновляется в результате рассогласования акцептора действия с параметрами и результатом выполненного действия. Именно благодаря росту неспецифической активации в ЦНС, которая наблюдается во время ориентировочных реакций, становятся возможными более тщательный анализ окружающей среды и более успешное извлечение информации из памяти для последующего формирования нового акцептора действия. Значение для поведения механизма, регулирующего уровень активации нервной системы, выходит далеко за пределы обеспечения ориентировочно – исследовательской деятельности, так как сама реализация поведения в соответствии с содержанием акцептора действия сильно зависит от процессов неспецифической активации.

**4.Нейронные механизмы поведения.**

Переход исследователей к изучению нейронных механизмов поведения открывает широкие перспективы как для понимания назначения отдельных структур мозга, так и самой организацией поведенческого акта. О чем же говорит изучение нейронной активности?

Любой поведенческий акт представляет интеграцию врожденных и приобретенных составляющих, от соотношения которых зависит степень его сложности. Поведенческий же акт, который в основном предопределен наследственностью, генетической памятью, имеет более простую структуру.

На нейронном уровне он может быть представлен как интеграция сенсорных и командных нейронов, которые реализуют моторный акт через пул мотонейронов. Влияния мотивационного и неспецифического возбуждения на такую систему реализуются через модулирующие нейроны.

Поведенческий акт, который формируется в процессе индивидуальной жизни и является результатом обучения, имеет более сложную организацию. Изучение активности отдельных нейронов во время выполнения сложного поведения позволяет выделить большее число групп нейронов, различающихся своими функциями.

Прежде всего выделена большая группа сенсорных нейронов. Среди них есть *нейроны – детекторы*. Они селективно реагируют на определенное и достаточно простое качество или свойство внешнего мира. Это детекторы элементов формы, выделяющие углы, отрезки линий, определенным образом ориентированные, или детекторы цвета и т.д. Среди сенсорных нейронов выделена группа специальных нейронов – «*гностических единиц*», избирательно реагирующих уже не на простые, а на сложные интегральные признаки. Так, Е.Роллсом в верхней височной коре у обезьян найдены нейроны, избирательно реагирующие на определенные лица людей или других обезьян, а также на фотографии и не реагирующие на неодушевленные объекты и их изображения. Кроме того, также найдены нейроны, идентифицирующие эмоции, например, они избирательно отвечают на выражение угрозы на человеческом лице. Нейроны, идентифицирующие лица и эмоциональную экспрессию, независимо от ракурса восприятия, обнаружены также в миндалине. Полагают, что данные гностические единицы в миндалине принимают участие в формировании коммуникативного поведения животных в стаде.

Таким образом, реакция организма на пусковую и обстановочную афферентацию предполагает возбуждение различных сенсорных нейронов, включая детекторы простых и сложных признаков.

Особую группу нейронов составляют *нейроны «среды*» которые избирательно возбуждаются на определённую обстановку, место в привычном сенсорном окружении. К ним относятся пространственно-селективные нейроны, описанные А.С.Батуевым. Эти нейроны предпочитали реагировать на условный сигнал, предъявляемый либо слева, либо справа. Нейроны «среды» были найдены Ю.Н.Сущенко в моторной, соматосенсорной и зрительной коре у кролика. Их активация наблюдалась только в момент пребывания кролика в определенной части клетки. При этом их активность не зависела от каких – либо движений и поведения кролика. Нейроны «среды» в коре сходны с *нейронами «места*», найденными О`Кифом в гиппокампе кролика. Нейроны «места» также активировались лишь при определенной ориентации животного в экспериментальном пространстве. Некоторые из них имели не одно, а два и более предпочитаемых пространственных полей в окружающей среде животного.

Во многих структурах мозга обнаружены нейроны, активация которых связана с выделением поведенческого акта. Прежде всего это нейроны, которые избирательно реагируют на внешний вид пищи. Они найдены в гипоталамусе, в височной коре обезьян, в хвостатом ядре. А.С.Батуев нашел их в теменной и лобной коре у обезьян. Реакции этих нейронов возникали без обучения. Но их появление зависело от мотивационного возбуждения животного (голода). С насыщением обезьяны эти нейроны переставали реагировать на вид пищи. Одновременно уменьшается число правильных реакций выбора. С заменой подкрепления на более привлекательное реакция активации нейронов на вид пищи восстанавливается, а с ней и общий уровень условнорефлекторной деятельности.

Сходный тир нейронов был обнаружен К.В.Судаковым, который назвал их *нейронами «ожидания».* В условиях пищевого мотивационного возбуждения, возникающего естественным путем, или в результате электрического раздражения «центра голода», расположенного в латеральном гипоталамусе, эти нейроны разряжаются пачками спайков. С удовлетворением голода пачечный тип активности нейронов замещается на следующие равномерно одиночные спайки.

Пачечный тип активности нейрона, характерный для голодного кролика (1), после насыщения животного сменяется частыми, равномерно следующими одиночными спайками (2). Сверху вниз: отметка кормления животного, запись нейронной активности и межимпульсные гистограммы – по оси абсцисс – мс, по оси ординат – число спайков (по К.В.Судакову, 1986).

При попадании пищи в полость рта пачечная активность нейронов усиливается и исчезает в момент поступления пищи в желудок. Следовательно, контактное восприятие пищи через вкусовые рецепторы, т.е. предмета способного удовлетворить голодную мотивацию, что отражается в исчезновении пачечной активности у этих нейронов.

Исследователи высказывают гипотезу, что нейроны, на которых конвергируют мотивационное возбуждение и возбуждение от подкрепления, входят в структуру акцептора результатов действия. Пачечная активность этих нейронов отражает «ожидание» пищевого подкрепления. В нейронах ожидания во время пищевой мотивации закодирована информация о предмете, способном удовлетворить голод, т. е. информация о его виде, вкусе, и способности утолять голод. Мотивационное возбуждение актуализирует образ предмета и тем самым повышает реактивность нейрона на пищевые раздражители. В результате вид пищи вызывает мощную реакцию нейрона в виде усиления пачечной активности. В отсутствие мотивации нейрон не реагирует на вид пищи. Изменение реакций нейронов «ожидания» объясняют, почему голодным животным пища воспринимается иначе, чем вытым. Таким образом, в условиях мотивационного возбуждения возникает пристрастное восприятие предметов, способных удовлетворять потребности. Нейроны «ожидания» широко представлены в коре и подкорке. Число их увеличивается по направлению от коры к стволовым структурам мозга: от 30% в соматосенсорной коре до 75 – 80% в ретикулярной формации среднего и продолговатого мозга. Полагают, что нейроны разных отделов мозга «ожидают» свои специфические параметры подкрепления. Каждой мотивации: пищевой, питьевой, оборонительной и т.п. – соответствует свой тип пачечной активности, свой тип распределения межимпульсных интервалов, одновременно охватывающий многие нейроны самых разных структур мозга.

Выделена также группа нейронов, которые активируются при выполнении целевых движений. В.Б.Швырков назвал их *нейронами «цели».* Их активация предшествует акту хватания пищи у кроликов либо нажиму на педаль, за которым следует подача кормушки с пищей. Активация этих нейронов наблюдается при любых вариантах приближения к цели (справа, слева) и при любом способе нажатия на педаль (одной или двумя лапами), и она всегда прекращается при достижении результата. Условия, среда, в которой выполняется данное действие, также не влияют на активность нейронов «цели». Нейроны цели зарегистрированы в моторной, сенсомоторной, зрительной коре, гиппокампе кролика. Они не активируются перед пережевыванием пищи, не направленными на достижение цели. Нейроны, которые возбуждались только перед выполнением заученного движения нажима на определенный рычаг, сопровождающегося пищевым подкреплением, были обнаружены и у обезьян в лобной и теменной коре. А.С.Батуев их называет *нейронами моторных программ*, так как их активация связана с запуском двигательного акта. Активации нейронов моторных программ предшествует возбуждение двух других групп нейронов: 1) в момент действия условного сигнала и 2) в период отсрочки между условным сигналом и моментом, когда обезьяна получает доступ к рычагу.

Наконец, многими исследователями выделяются нейроны, активность которых жестко связана с осуществлением определенных движений независимо от их роли и места в структуре поведенческого акта. Так описаны нейроны, которые активируются при занятии животных определенной позы, при пережевывании пищи. Среди них следует различать *командные нейроны* *и мотонейроны*. Возбуждение командного нейрона определяет осуществление сложно координированного движения, выполнение которого вовлекается группа мотонейронов. Возбуждение же мотонейрона связано с сокращением или расслаблением отдельной мышцы.

В результате несоответствия модели ожидаемого будущего с наличным возбуждением на смену основного поведения, направленного на удовлетворение доминирующей потребности, приходит ориентировочно – исследовательское поведение. Так, не обнаружив педали, нажим на которую сопровождается подачей пищи в соответствующую кормушку, кролик активно обследует клетку, обнюхивает новую кормушку и педаль, скребет место старой кормушки лапами. По данным В.Б.Швыркова, ориентировочно – исследовательское поведение в некоторых случаях сменяется оборонительным, агрессивным поведением. При этом кролики зубами вырывали педали и швыряли их по клетке. Такое поведение имеет приспособительное значение: животное использует весь свой индивидуальный опыт независимо от условий его приобретения. Само ориентировочно – исследовательское поведение направлено на детальное ознакомление с окружающей средой и поиск тех сигналов или объектов, которые ранее как – то были связаны с удовлетворением доминирующей потребности. В.Б.Швырковым выделена особая группа нейронов которые становятся активными только в поисковом поведении кролика. Такие нейроны были обнаружены в сенсомоторной коре и головке хвостатого ядра. В его опытах голодный кролик (24ч депривации) мог поедать листья, укрепленные на полу камеры специальных держателях. *Нейроны поискового* *поведения* активировались при обнюхивании пустых держателей, но только тех из них, из которых кролик ранее хотя бы один раз уже получал пищу. Эта реакция нейронов во время обнюхивания вырабатывается и может быть угашена. Для этого нужно, чтобы у кролика сменился держатель, через который его подкармливают.

Характерной особенностью ориентировочно – исследовательского поведения является также усиление ориентировочных реакций, обеспечивающих лучшее восприятие стимулов. На нейронном уровне этому соответствует усиление реакций особого класса нейронов – *нейронов* *новизны,* активирующихся при действии новых стимулов и снижающих свою активность по мере привыкания к ним. Нейроны «новизны» описаны для гиппокампа, неспецифического таламуса, ретикулярной формации среднего мозга и других структур.

Таким образом, исследования, выполненные на нейронном уровне, приводят к заключению, что активность нейронов связана с поведенческим актом и что отдельные его стадии, этапы представлены различными группами нейронов. При этом функционально сходные нейроны могут быть обнаружены в различных структурах мозга, т.е. существует определенная распределенность функции по различным структурам мозга, что не отрицает их специализации. Так, для гиппокампа характерны нейроны «места», хотя они найдены также в неокортексе, в гипоталамусе. Но в этих структурах они представлены в малых количествах, тогда как в полях гиппокампа они составляют большинство.

Структура поведенческого акта. Нейронные механизмы поведения.

**Содержание.**

**1.Функциональные системы:**

а)концепция функциональной системы П.К.Анохина;

б) «функциональная система – единица интегративной деятельности всего организма»;

**2.Стадии поведенческого акта**:

а)стадия афферентного синтеза;

б)принятия решений;

в)акцептор результата действия;

г)эфферентный синтез;

д)формирование действий и оценка результата.

**3.Поведение в вероятностной среде.**

а)вероятностное прогнозирование;

б)отражение вероятностной структуры среды;

в)ориентировочно – исследовательская деятельность.

**4.Нейронные механизмы поведения**.

Список используемой литературы.

1.Н.Н.Данилова, А.Л.Крылова «Физиология высшей нервной деятельности» «Феникс» 1999г.

2.Е.Н.Соколов «Физиология высшей нервной деятельности»М., 1981г.

3.К.В.Судаков «Физиология поведения». Л.,1907г.

4.Ю.И.Александров «Основы психофизиологии»М., 1998г.